

温度对食菌小蠹光滑足距小蠹实验种群发育和繁殖的影响

杨群芳*, 王 慧, 李 庆, 王海建, 蒋春先

(四川农业大学农学院, 四川雅安 625014)

摘要: 为了明确温度对光滑足距小蠹 *Xylosandrus germanus* 发育和繁殖的影响, 本研究分别采用真菌 *Acremonium kiliense* 和 *Ambrosiella hartigii* 在培养皿中饲养雌成虫和幼虫, 以及半人工饲料在试管中培养雌成虫的方法, 系统地研究了该食菌小蠹在 16~31℃ 范围内 6 个恒温条件下的发育和 16~28℃ 范围内 5 个恒温条件下的繁殖力和性比。结果表明: 从 16~28℃, 光滑足距小蠹未成熟期各虫态和卵至成虫的发育历期均随温度升高而缩短, 16℃ 时蠹虫的发育历期为 28℃ 时的 3~4 倍, 31℃ 时除蛹外发育历期又有延长。各温度下均以幼虫的发育历期为最长, 占卵至成虫羽化整个发育历期的 50% 以上。幼虫发育的最适温度为 26.44℃。发育起点温度在 11.0℃ (蛹) 至 12.7℃ (卵至成虫) 之间。卵期有效积温最小 (61.5 日·度), 幼虫期最大 (189.7 日·度), 卵至成虫需要 12.7℃ 以上约 305 日·度的积温才能完成发育。卵至成虫的存活率在 16~25℃ 范围内从 53.3% 增大至 68.3%, 28~31℃ 范围内又从 35.0% 降至 3.3%。31℃ 时幼虫几乎不能化蛹。在半人工饲料中, 22~25℃ 范围内每雌平均后代数为 114.3~121.5 头, 以 25℃ 时为最大, 约为 16℃ 时的 3 倍、19℃ 和 28℃ 时的 2 倍。雌雄性比以 16℃ 时为最小 (9.6:1), 25℃ 时最大 (23.3:1), 其余温度下均为 19.0:1 以上。结果说明, 温度直接影响光滑足距小蠹的发育, 主要通过影响虫道真菌生长和产孢而影响光滑足距小蠹的繁殖。

关键词: 光滑足距小蠹; 实验种群; 发育; 繁殖; 温度

中图分类号: Q965 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2010)12-1382-08

Influences of temperature on development and reproduction of the experimental population of the ambrosia beetle *Xylosandrus germanus* (Coleoptera: Scolytidae)

YANG Qun-Fang*, WANG Hui, LI Qing, WANG Hai-Jian, JIANG Chun-Xian (College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan 625014, China)

Abstract: In order to illustrate the influences of temperature on development and reproduction of the ambrosia beetle *Xylosandrus germanus*, the adult females and larvae of the ambrosia beetle were fed with *Acremonium kiliense* and *Ambrosiella hartigii*, respectively, in Petri dishes, the adult females were reared on semi-artificial diet in glass tubes, and its development at six constant temperatures between 16 and 31℃ and its fecundity and sex ratio at five constant temperatures between 16 and 28℃ were studied in the laboratory, respectively. The results showed that the developmental duration for the immature stages and from the egg stage to adult emergence increased with the temperature within the range of 16 to 28℃, and the development duration at 16℃ was 3–4 times as long as that at 28℃; it, however, was prolonged at 31℃ except during the pupal stage. Developmental duration of the larva was the longest at all temperatures tested, and was more than half of that from the egg stage to adult emergence. The optimum temperature for the larval stage was 26.44℃. Temperature thresholds for development ranged from 11.0℃ (pupal stage) to 12.7℃ (egg to adult). The thermal constant was the lowest for the egg (61.5 degree-day, DD) and the highest for the larva (189.7 DD). Nearly 305 DD was required above the lower temperature threshold of 12.7℃ to complete the development from egg to adult. Survivorship from egg to adult increased from 53.3% at 16℃ to 68.3% at 25℃, and decreased from 35.0% at 28℃ to 3.3% at 31℃. The larvae almost failed to pupate at 31℃. When the adult females were reared on semi-artificial diet in glass tubes, the life fecundity averaged 114.3 to 121.5 offspring per female at 22–25℃, and was the highest at 25℃,

基金项目: 四川省科技厅应用基础项目 (2006J13-040)

作者简介: 杨群芳, 女, 1966 年生, 四川岷山人, 博士, 副教授, 主要从事昆虫生态与害虫综合治理研究

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: qunfangyang@hotmail.com

收稿日期 Received: 2010-05-06; 接受日期 Accepted: 2010-10-31

almost 3 times that at 16°C and two times that at 19°C or 28°C. The female to male sex ratio was lowest (9.6:1) at 16°C and highest (23.3:1) at 25°C, and above 19.0:1 at the rest of all temperatures tested. The results suggest that temperature directly influences the development of *X. germanus*, and also influences the reproduction of *X. germanus* mostly by influencing growth and sporulation of the ambrosia fungi.

Key words: *Xylosandrus germanus*; experimental population; development; fecundity; temperature

食菌小蠹是小蠹科 (Scolytidae) 中最具经济重要性的蠹虫类群之一, 生活极其隐蔽, 除了成虫短暂的扩散期外, 一生绝大部分时间均生活在寄主木质部中, 并以坑道中的虫道真菌为唯一或主要营养来源 (Batra, 1963; Roeper, 1995)。但是, 坑道一旦遭到破坏, 虫道真菌便会停止生长 (Batra, 1963), 因此, 研究食菌小蠹生长发育和繁殖的生物学特性十分困难。Weber 和 McPherson (1983) 采用人工饲料在试管中饲养成虫, 观察了光滑足距小蠹 *Xylosandrus germanus* (Blandford) 在坑道中的活动及少数蠹虫的发育历期。Mizuno 和 Kajimura (2002) 采用半人工饲料在试管中饲养成虫的方法, 研究了 *Xyleborus pfeili* 的繁殖方式、繁殖力和性比等繁殖特性。而温度对食菌小蠹生长发育和繁殖影响的研究尚未见报道。

光滑足距小蠹属于鞘翅目 (Coleoptera), 小蠹科 (Scolytidae), 材小蠹族 (Xyleborini), 足距小蠹属 *Xylosandrus* (殷蕙芬等, 1984; 杨群芳等, 2008b), 是一种食菌小蠹, 其幼虫和成虫均以虫道真菌为唯一食物, 以雌成虫在寄主木质部中蛀坑为害 (Weber and McPherson, 1983), 是欧洲和亚洲最重要的林木害虫, 曾在欧洲对木材业和坚果类果树造成重要经济损失 (Henin and Versteirt, 2004)。2003 年以来, 该小蠹在四川成都地区首次猖獗为害葡萄树, 甚至有些葡萄园因此而毁园 (杨群芳等, 2007)。*Ambrosiella hartigii* 和 *Acremonium kiliense* 是光滑足距小蠹的 2 种虫道真菌, 其中, *A. hartigii* 是主要虫道真菌 (杨群芳等, 2008a)。本文利用半人工饲料以及 *A. kiliense* 和 *A. hartigii* 饲养雌成虫与幼虫, 系统地研究了温度对光滑足距小蠹生长发育、存活、繁殖力和性比的影响, 旨在进一步揭示该蠹虫生长发育与繁殖的生物学特性, 同时为该蠹虫种群发生发展动态的预测提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 材料

供试虫源: 光滑足距小蠹雌成虫, 为室内 25°C

黑暗条件下用半人工饲料培养 8 代的出孔雌成虫。

真菌: *Acremonium kiliense*, 为 2007 年于田间被害葡萄树坑道中分离所得, 并在 PDA 培养基斜面上置 4°C 冰箱中保存备用; *Ambrosiella hartigii*, 为 2009 年于雌成虫贮菌器中分离所得。

1.2 发育历期和存活率的测定

1.2.1 卵发育历期及存活率: 用真菌 *A. kiliense* 饲养雌成虫以获得确定产卵时间的卵。具体方法为: 先将真菌 *A. kiliense* 接种在 PDA 平板的人工坑道中, 置 25°C 下黑暗培养 7 d, 再将经表面消毒的雌成虫接入人工坑道中, 置 25°C 人工气候箱中黑暗饲养, 让雌成虫在坑道中取食真菌并产卵。2 h 1 次, 在超净工作台上、体视显微镜下检查坑道中雌成虫的产卵情况, 发现卵粒后立即将卵取出培养。虫体表面消毒方法为: 将雌成虫放入 70% 酒精中 10 s, 然后放入无菌水中洗 3 次。

采用培养皿培养卵。将卵放在垫有湿滤纸的已灭菌的培养皿中置黑暗下培养。共设 16, 19, 22, 25, 28 和 31°C 6 个温度处理, 每个温度下培养 12 粒卵。重复 5 次。2 h 1 次, 观察记载幼虫孵化情况, 统计卵的发育历期和孵化率。

1.2.2 幼虫发育历期及存活率: 将虫道真菌 *A. hartigii* 接种在直径为 6 cm 的 PDA 平板上 (每皿 10 mL PDA), 25°C 下黑暗培养 5 d, 作为食物, 用于饲养幼虫。

将 1.2.1 中刚孵化的幼虫, 无菌条件下移入 *A. hartigii* 已生长 5 d 的 PDA 平板上, 在与培养卵相同的温度条件下单头饲养。饲养过程中, 每 5 d 更换 1 次食物。2 h 1 次, 观察记载化蛹情况, 统计幼虫的发育历期和化蛹率。

1.2.3 蛹与卵至成虫羽化的发育历期及存活率: 将 1.2.2 中的蛹及时放在培养皿中无菌湿滤纸上, 在与饲养幼虫相同的温度条件下单头培养。2 h 1 次, 观察记载成虫羽化情况, 统计蛹的发育历期和羽化率, 以及卵至成虫羽化的发育历期。

1.3 繁殖力和性比的测定

采用半人工饲料饲养雌成虫的方法测定繁殖力和性比。

半人工饲料配方参照 Mizuno 和 Kajimura (2002), 并稍作修改。具体制作方法为: 从田间砍回健康葡萄树枝干, 用植物粉碎机粉碎。将粉碎的新鲜葡萄树组织、淀粉、啤酒酵母粉、蔗糖按 10:1.5:1:1 的比例混合, 装入试管(直径 2.5 cm、长 15 cm)中, 高度为 5 cm, 压紧, 管口塞上棉塞, 120℃ 下灭菌 20 min, 即为半人工饲料。

对雌成虫虫体进行表面消毒, 具体方法为: 将雌成虫先后分别置于潮湿和干燥的无菌环境下各 12 h, 25℃ 下循环 3 次(共 72 h)(Francke-Grosmann, 1967)。再在无菌条件下, 将雌成虫放入 70% 酒精中 10 s, 然后放入无菌水中洗 3 次。

将表面消毒后的雌成虫放入半人工饲料中, 每管 1 头, 置人工气候箱中黑暗条件下饲养, 共设 16, 19, 22, 25 和 28℃ 5 个温度处理。以各温度下出孔的第 3 代雌成虫作为试虫, 在原温度下饲养, 每温度下饲养 20 头。重复 5 次。每天观察记载试管中蠹虫的发生情况, 自子代第 1 头成虫出孔日开始, 每天及时抓走出孔成虫, 或待子代全部发育为蛹后剖开坑道, 观察记载每管子代虫数及其性别, 同时计算繁殖成功率。

1.4 数据统计分析

对平均发育历期、性比、繁殖力和存活率数据通过 SAS 统计软件 PROC GLM 程序进行方差分析, 并用 Tukey 法进行差异显著性检验。

用经 Lactin 等(1995)修改的 Logan 非线性模型来估测卵、幼虫、蛹和卵至成虫羽化的发育上限温度、下限温度和最适温度。由于 Logan 模型(Logan *et al.*, 1976)不能估测发育下限温度, Lactin 等(1995)对 Logan 模型进行了修改, 修改后的模型为:

$$r(T) = e^{\rho T} - e^{[\rho T_m - (T_m - T)/\Delta]} + \lambda \tag{1}$$

(1)式中, $r(T)$ 为温度 $T(^\circ\text{C})$ 时的平均发育速率, T_m 为致死温度($^\circ\text{C}$), ρ 、 Δ 和 λ 为拟合参数。非线性模型拟合通过 SAS 统计软件 PROC NLIN 程序进行。

当非线性模型不能估测有效参数时, 则用线性模型来分析发育率和温度的关系, 以及估测发育下限温度。其线性模型为:

$$r(T) = a + bT \tag{2}$$

(2)式中, a 和 b 是回归参数。通过推测温度-发育曲线的直线部分或者是温度-发育直线来估计发育下限温度($t_b = -a/b$)。线性模型拟合通过 SAS 统计软件的 PROC GLM 程序进行。

有效积温由 Campbell 等(1974)公式计算:

$$K = (T - t_b) \times N \tag{3}$$

(3)式中, K 为有效积温常数(日·度), t_b 为发育下限温度($^\circ\text{C}$), N 为平均发育历期(d)。

2 结果与分析

2.1 温度对光滑足距小蠹发育的影响

在 6 个试验温度下光滑足距小蠹各虫态的发育历期如表 1 所示。在 16 ~ 31℃ 范围内, 卵、幼虫和蛹均能完成发育, 卵、幼虫、蛹和卵至成虫羽化的发育历期随温度而变化(表 1)。卵、幼虫以及卵至成虫羽化的发育速率在 16 ~ 28℃ 范围内随着温度的升高而加快, 但是, 31℃ 时发育速率开始减慢, 而蛹的发育速率在 16 ~ 31℃ 范围内是随着温度的升高而加快的(图 1)。因此, 用经修改的 Logan 非线性模型来拟合卵、幼虫以及卵至成虫的发育数据, 而用线性模型来拟合蛹的发育数据。

表 1 不同温度下幼虫取食 *Ambrosiella hartigii* 的光滑足距小蠹的发育历期(d)

Table 1 Developmental duration (d) of various stages of *Xylosandrus germanus* with larvae feeding on *Ambrosiella hartigii* at different temperatures

温度(℃) Temperature	卵 Egg	幼虫 Larva	蛹 Pupa	卵-成虫 Egg-adult
16	14.41 ± 0.09 a	31.33 ± 0.09 a	17.37 ± 0.04 a	63.01 ± 0.22 a
19	9.34 ± 0.04 b	22.69 ± 0.08 b	12.42 ± 0.03 b	44.45 ± 0.12 b
22	6.47 ± 0.03 c	14.75 ± 0.09 d	7.55 ± 0.02 c	28.73 ± 0.22 c
25	4.85 ± 0.01 d	12.35 ± 0.11 e	6.41 ± 0.02 d	24.34 ± 0.33 d
28	3.74 ± 0.02 f	10.38 ± 0.08 f	5.48 ± 0.03 e	19.97 ± 0.14 e
31	4.24 ± 0.03 e	17.23 ± 0.55 c	4.29 ± 0.04 f	24.99 ± 0.81 d

同列平均数后不同字母表示差异显著($P < 0.05$); 表 3, 4 同。Means in the same column followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$) (one-way ANOVA). The same for Tables 3 and 4.

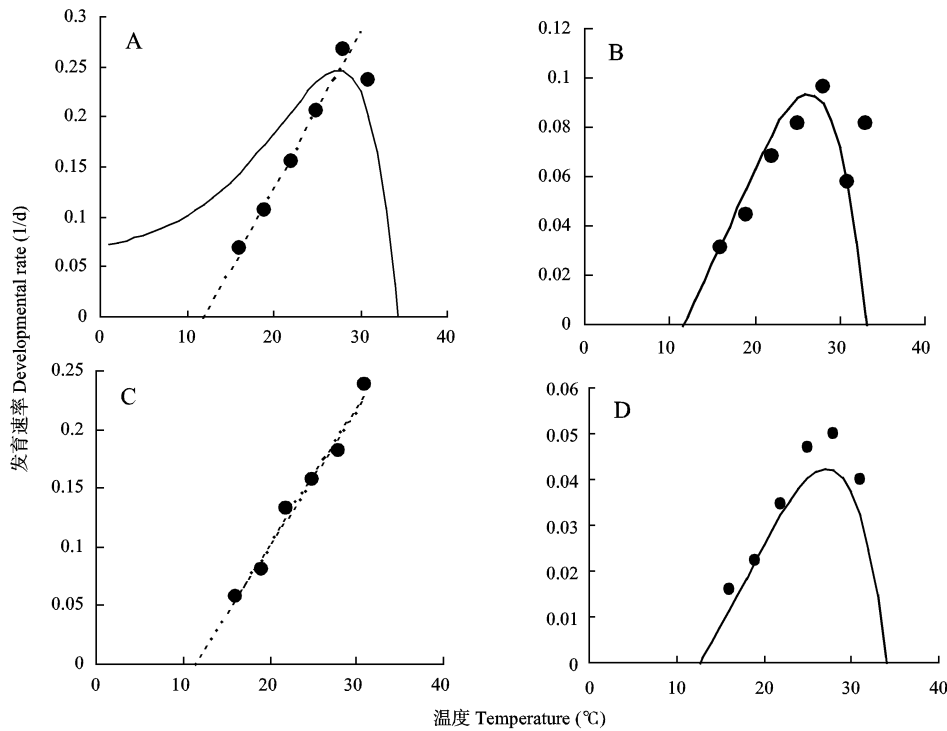


图 1 温度对光滑足距小蠹发育速率的影响

Fig. 1 Developmental rate (1/d) of egg, larval, pupal and combined immature stage (egg to adult) of *Xylosandrus germanus* as a function of temperature

曲线示 16 ~ 31℃ 范围内的非线性模型, 实心圆示发育速率观测值, 点线示 16 ~ 28℃ (卵) 和 16 ~ 31℃ (蛹) 范围内的线性回归模型。Curved line is the nonlinear model for the range of 16 ~ 31℃, solid circles represent the observed rates and straight dot line is the linear model with in the range of 16 ~ 28℃ (egg stage) and 16 ~ 31℃ (pupal stage). A: 卵期 Egg stage; B: 幼虫期 Larval stage; C: 蛹期 Pupal stage; D: 卵至成虫期 Egg to adult stage.

卵、幼虫、蛹和卵至成虫的发育历期 16℃ 时显著延长。16℃ 时卵的发育历期为 28℃ 时的 4 倍、25℃ 时的 3 倍、22℃ 时的 2 倍多, 比 19℃ 时也多一半。幼虫和蛹发育历期随温度变化的趋势似于卵。卵和幼虫的发育历期在试验的最高温度(31℃)时又有延长, 尤其是幼虫的发育历期, 比 28℃ 时增加了 7/10 的时间。卵至成虫羽化的发育历期从 16℃ 时的 63 d 减少至 28℃ 时的 20 d, 31℃ 时又延长了 5 d。各温度下均以幼虫的发育历期为最长, 16, 19, 22, 25 和 28℃ 时幼虫的发育历期为卵至成

虫羽化历期的 50% ~ 52%, 31℃ 时达 69% (表 1)。

光滑足距小蠹卵、幼虫、蛹以及卵至成虫羽化的发育下限温度(即发育起点温度)、上限温度、最适温度和有效积温见表 2。发育起点温度在 11.0℃ (蛹) 至 12.7℃ (卵至成虫) 之间, 卵、幼虫和卵至成虫羽化的发育上限温度都在 33℃ 以上。幼虫生长发育的最适温度为 26.44℃。在卵、幼虫和蛹中, 幼虫的发育历期最长(表 1), 相应地, 其有效积温也最大, 为卵的 3 倍、蛹的 2 倍。

表 2 光滑足距小蠹发育的上、下限温度、最适温度和有效积温

Table 2 Calculated lower and upper temperature thresholds, optimum temperature of development, and thermal constant for *Xylosandrus germanus*

发育阶段 Life stage	下限温度(℃) Lower threshold	上限温度(℃) Upper threshold	最适温度(℃) Optimum temperature	观察数 Number of observed individuals	决定系数 R^2 Determination coefficient	有效积温 (日·度) Thermal constant (degree-day)
卵 Egg	12.08 ^a	33.70 ± 1.37 ^b	27.46 ^b	301	0.952	61.50 ^d
幼虫 Larva	11.53 ^b	35.03 ± 0.96 ^b	26.44 ^b	210	0.842	189.65 ^d
蛹 Pupa	10.95 ^a	—	—	170	0.965	90.08 ^d
卵-成虫 Egg-adult	12.70 ^b	33.48 ± 2.27 ^b	27.51 ^b	170	0.938	304.76 ^d

^a线性回归估测值 Determined by linear regression; ^b非线性模型估测值 Determined by nonlinear model modified by Lactin *et al.* (1995); ^d 16 ~ 31℃ (幼虫、蛹和卵-成虫) 和 16 ~ 28℃ (卵) 范围内的有效积温 Averaged thermal constants within the range of 16 ~ 31℃ (larval, pupal and combined immature stages), and 16 ~ 28℃ (egg stage).

2.2 温度对光滑足距小蠹存活的影响

不同温度下光滑足距小蠹卵、幼虫和蛹的存活率见表3。16~25℃范围内,卵、幼虫和蛹的存活率均随温度升高而逐渐增大,25℃时最高,28℃时又开始降低。卵至成虫的存活率在16~25℃范围内

从53.3%逐渐增大至68.3%,28~31℃范围内又从35.0%降至3.3%。31℃时,绝大多数幼虫能生长到老熟幼虫,但不能化蛹,最后幼虫体躯肿胀而死亡,幼虫存活率仅为6.1%。

表3 不同温度下光滑足距小蠹的存活率(%)
Table 3 Survivorship (%) of various stages of *Xylosandrus germanus* at different temperatures

温度(℃) Temperature	卵 Egg	幼虫 Larva feeding on <i>Ambrosiella hartigii</i>	蛹 Pupa	卵-成虫 Egg to adult
16	83.33 ± 2.63 bc	80.32 ± 2.56 b	80.00 ± 3.06 b	53.33 ± 2.04 c
19	85.00 ± 1.57 abc	84.36 ± 2.32 ab	81.67 ± 4.42 ab	58.33 ± 2.64 bc
22	88.33 ± 2.04 ab	86.91 ± 2.08 ab	85.11 ± 5.16 a	65.00 ± 3.12 ab
25	90.00 ± 1.67 a	88.91 ± 1.78 a	85.56 ± 4.19 a	68.33 ± 3.12 a
28	81.67 ± 1.67 c	61.33 ± 1.33 c	70.00 ± 6.24 c	35.00 ± 3.12 d
31	80.00 ± 2.04 c	6.22 ± 2.55 d	40.00 ± 24.49 d	3.33 ± 0.20 e

2.2 温度对光滑足距小蠹繁殖的影响

在16~28℃范围内,光滑足距小蠹雌成虫在人工饲料中均能繁殖后代,但是,不同温度下繁殖成功率不同。16℃和28℃时分别仅有20%和30%的雌成虫能成功繁殖后代,而25℃时成功率达87%。

光滑足距小蠹为一雄多雌型小蠹,温度对光滑足距小蠹繁殖力和性比均有显著影响。16~25℃范

围内繁殖力和性比均随温度升高而增大。成虫繁殖力在22~25℃范围内平均每雌为114.3~121.5头,以25℃时最大,差不多为16℃时的3倍、19℃和28℃时的2倍。雌雄性比以16℃时为最小(9.6:1),25℃时最大(23.3:1),在其余温度下均为19.0:1以上。28℃时,繁殖力和性比又显著减小,平均每头雌虫后代数仅为53.1头,性比与22℃时相当(表3)。

表4 不同温度下光滑足距小蠹的繁殖力和性比
Table 4 Fecundity and sex ratio of *Xylosandrus germanus* at different temperatures

温度(℃) Temperature	繁殖成功率(%) Percentage of successful reproduction	繁殖力(头/雌) Fecundity (number of offspring per female)	性比(♀/♂) Sex ratio
16	20	45.1 ± 2.2 e	9.6 ± 0.2 d
19	67	63.4 ± 3.0 c	19.1 ± 0.5 c
22	69	114.3 ± 3.5 b	20.2 ± 0.6 b
25	87	121.5 ± 2.0 a	23.3 ± 0.4 a
28	30	53.1 ± 2.3 d	21.7 ± 0.4 b

3 讨论

3.1 坑道外成功饲养各虫态,并获得准确的发育历期数据是研究食菌小蠹发育与温度关系的保障

如何通过人工饲养获得食菌小蠹各虫态准确的发育历期一直是困扰研究者的难题。Buchanan

(1941)曾利用 *Ceratostomella* (*Ceratocystis*) *ulmi*, *C. pluriannulata* (Hedges)和 *Pestalozzia* sp. 3种真菌在琼脂平板上饲养从寄主坑道中取出的光滑足距小蠹幼虫,但是,幼虫死亡率极高,饲养未能获得成功。Saunders和Knoke(1967)以及Weber和McPherson(1983)用人工饲料在试管中成功地饲养了 *Xyleborus ferrugineus*和光滑足距小蠹成虫,Mizuno

和 Kajimura (2002) 又进一步用以寄主植物干粉为主要组分的半人工饲料成功地饲养了 *X. pfeili* 成虫。采用人工饲料或半人工饲料在试管中饲养食菌小蠹时, 大多数成虫要紧贴试管内壁构筑坑道, 坑道系统中有部分坑道会暴露在试管壁, 因而能透过试管壁观察到坑道中蠹虫生长发育的局部情况, 但由于成虫和幼虫活动, 并导致卵和蛹位置的移动, 要观察各虫态的发育历期依然极其困难 (Weber and McPherson, 1983)。本研究针对光滑足距小蠹各虫态的习性, 采用不同的饲养方法分别饲养成虫、幼虫、卵和蛹, 从而保障了卵、幼虫和蛹发育历期的准确观察。首先, 我们通过将真菌 *A. kiliense* 接种在 PDA 平板的人工坑道中培养、待真菌生长产孢后再接入雌成虫饲养的方法, 成功地让雌成虫在琼脂平板的人工坑道中产卵。由于雌成虫将卵产于培养皿底内壁或人工坑道侧壁上, 体视显微镜下能够及时地发现并捡出卵, 从而获得了具有确切产卵时间的卵, 保证了卵发育历期的准确观察。然后, 用琼脂平板培养的真菌 *A. hartigii* 成功饲养了幼虫, 从而准确观察了幼虫的发育历期。最后, 在培养皿中培养卵和蛹, 很容易地观察到了卵和蛹的发育历期。坑道外成功饲养各虫态为研究温度对蠹虫发育的影响提供了重要保障。

3.2 非线性模型应用于蠹虫发育和温度关系的分析, 可以估测其发育上限温度和最适温度

线性和非线性模型常用于分析昆虫发育速率与温度的关系 (Campbell *et al.*, 1974; Logan *et al.*, 1976; Lactin *et al.*, 1995; Chen *et al.*, 2006; 吴坤君等, 2009)。与线性模型比较, 采用经 Lactin 修改的 Logan 非线性模型分析和拟合昆虫发育速率与温度的关系, 可以估测昆虫发育的上限温度和最适温度 (Lactin *et al.*, 1995)。本文采用了非线性模型来分析和拟合卵、幼虫以及卵至成虫羽化发育速率与温度的关系, 从而估测了光滑足距小蠹卵、幼虫和卵至成虫羽化的发育上限温度和最适温度。但是, 该非线性模型未能正确估测卵期的发育起点温度, 因为该模型计算出的发育起点温度是负值, 不符合实际。因此, 估测卵期的发育起点温度时采用了线性模型。而由于蛹的发育速率在试验的温度范围内 (16~31℃) 随温度升高而加快, 因此, 只能用线性模型来拟合蛹发育速率与温度的关系。

3.3 温度直接影响光滑足距小蠹的发育

食菌小蠹幼虫主要取食虫道真菌的孢子 (Batra, 1966), 其生长发育依赖于虫道真菌的生长

和产孢 (Beaver, 1989), 而虫道真菌 *A. hartigii* 的生长和产孢显著受温度影响 (杨群芳, 2009), 因此, 温度还能通过影响虫道真菌的生长和产孢来影响蠹虫的生长发育。但是, 本文各温度处理均采用 25℃ 条件下 PDA 平板上培养 5 d 的 *A. hartigii* 作为饲养幼虫的食物, 并且每 5 d 换 1 次食物, 基本消除了食物因素的影响, 实验结果直接反映温度对光滑足距小蠹幼虫生长发育的影响。本文研究结果表明, 温度直接影响光滑足距小蠹生长发育。从 16~28℃, 各虫态的发育历期随温度升高而缩短, 31℃ 时除蛹外发育历期又有延长, 低温 16℃ 显著抑制各虫态的生长, 16℃ 时蠹虫的发育历期为 28℃ 时的 3~4 倍, 高温对幼虫发育的影响更为显著, 31℃ 时幼虫几乎不能化蛹。

3.4 温度主要通过影响虫道真菌生长产孢而影响光滑足距小蠹的繁殖

本文研究表明, 光滑足距小蠹繁殖力随温度而变化, 在 16~25℃ 范围内随温度升高而增大, 25℃ 时最大, 16℃ 时最小, 28℃ 时又开始减小。同时, 试验中也发现, 光滑足距小蠹坑道总长度随温度变化的趋势与其繁殖力的变化趋势基本一致, 16℃ 和 28℃ 时其坑道系统仅有侵入道和育幼室, 而 19~25℃ 范围内除侵入道和育幼室外, 还有 1~5 个分支坑道, 其中, 25℃ 时分支坑道最多最长。据报道, *X. pfeili* 雌成虫能根据坑道长度 (菌量多少) 决定产卵量, 其后代数与坑道总长度 (等于总菌量) 成正相关 (Mizuno and Kajimura, 2002)。材小蠹属 *Xyleborus* Eichhoff 和足距小蠹属 *Xylosandrus* Reitter 是材小蠹族 (Xyleborini) 中极其近缘的 2 个属 (殷蕙芬, 1991), 足距小蠹属是后来从材小蠹属中独立出来的 1 个属 (殷蕙芬, 1991), 光滑足距小蠹也是随着足距小蠹属的独立而被置于足距小蠹属的 (Buchanan, 1940)。可以推测, 光滑足距小蠹也有类似于 *X. pfeili* 的繁殖特性。因此, 正是由于雌成虫能根据坑道长度决定产卵量, 而不同温度下坑道总长度不同, 光滑足距小蠹的繁殖力也就不同。

已有研究表明, 光滑足距小蠹虫道真菌生长和产孢随温度变化的趋势基本也与蠹虫繁殖力的变化趋势一致, 15~25℃ 范围内, 虫道真菌生长和产孢随温度升高而加快和增多, 以 25℃ 时为最快和最多, 25℃ 后生长变慢和产孢减少 (杨群芳, 2009)。而光滑足距小蠹雌成虫要待育幼室坑道中长出厚厚的白色菌层时才开始产卵, 然后一边在育幼室内产卵, 一边钻蛀分支坑道, 待分支坑道中也长出厚厚

的白色菌层时才产卵于其中,这样逐一钻蛀坑道(杨群芳,2009)。因此,虫道真菌生长和产孢的差异便造成了坑道总长度的差异,温度越适宜,虫道真菌生长和产孢越好,蠹虫所蛀的坑道也就越多,总长度也越长,反之,蠹虫所蛀的坑道也就越少,总长度也越短。温度主要是通过影响坑道中虫道真菌的生长和产孢而影响坑道总长度,从而影响光滑足距小蠹的繁殖。

3.5 温度影响光滑足距小蠹性比,且性比可能与培养蠹虫的基质有关

材小蠹族(Xyleborini)所有种类均是一雄多雌近亲繁殖型食菌小蠹,子代在坑道中取食虫道真菌发育为成虫,子代雄成虫便在坑道中与其多个姊妹交配,雌雄性比甚至可高达30:1(Bright,1968)。本文研究结果表明,光滑足距小蠹在半人工饲料中繁殖,19~28℃范围内性比均在19.0:1以上。据报道,光滑足距小蠹在人工饲料中繁殖时性比为5.1:1(Weber and McPherson,1983),在茶树根中繁殖时性比为9:1或10:1(Kaneko,1965;Takagi and Kaneko,1965),在葡萄树木段中繁殖时性比为10:1(杨群芳,2009)。因此,性比可能与培养蠹虫的基质有关。本文研究结果进一步表明,光滑足距小蠹性比随温度而有变化,在16~28℃范围内随温度升高而增大,25℃时最高(23.3:1),16℃时仅为9.6:1。一般认为,材小蠹母代雌成虫能控制其后代性比(Kaneko and Takagi,1965;Nobuchi,1972;Roeper *et al.*,1980)。

参 考 文 献 (References)

- Batra LR, 1963. Ecology of ambrosia fungi and their dissemination by beetles. *Trans. Kans. Acad. Sci.*, 66: 213–236.
- Batra LR, 1966. Ambrosia fungi: extent of specificity to ambrosia beetles. *Science*, 153: 193–195.
- Beaver RA, 1989. Insect-fungus relationships in the bark and ambrosia beetles. In: Wilding N, Collins NM, Hammond PM, Webber JF eds. *Insect-fungus Interactions*. Academic Press, London. 121–143.
- Bright DE, 1968. Review of the tribe Xyleborini in America North of Mexico (Coleoptera: Scolytidae). *Canadian Entomologist*, 100: 1288–1323.
- Buchanan WD, 1940. Ambrosia beetle *Xylosandrus germanus* transmits Dutch elm disease under controlled conditions. *J. Econ. Entomol.*, 33: 819–820.
- Buchanan WD, 1941. Experiments with an ambrosia beetle, *Xylosandrus germanus* (Bldf.). *J. Econ. Entomol.*, 34: 367–369.
- Campbell A, Frazer BD, Gilbert N, Gutierrez AP, MacKauer M, 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.*, 11: 431–438.
- Chen WL, Leopold RA, Morgan DJW, Harris MO, 2006. Development and reproduction of the egg parasitoid, *Gonatocerus ashmeadi* Girault (Hymenoptera: Mymaridae) as a function of temperature. *Environ. Entomol.*, 35(5): 1178–1187.
- Francke-Grosmann H, 1967. Ectosymbiosis in wood-inhabiting insects. In: Henry SM ed. *Symbiosis Vol. 2*. Academic Press, New York. 141–205.
- Henin JM, Versteirt V, 2004. Abundance and distribution of *Xylosandrus germanus* (Blandford 1894) (Coleoptera: Scolytidae) in Belgium: new observations and an attempt to outline its range. *J. Pest Sci.*, 77: 57–63.
- Kaneko T, 1965. Biology of some scolytid ambrosia beetles attacking tea plants. I. Growth and development of two species of scolytid beetles reared on sterilized tea plants. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, 9: 211–217.
- Kaneko T, Takagi K, 1965. Biology of some scolytid ambrosia beetles attacking tea plants. IV. Parthenogenesis of *Xyleborus germanus* Blan. in relation to the *Germanus* ambrosia fungus. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, 9: 303–304.
- Lactin DJ, Holliday NJ, Johnson DL, Craigen R, 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ. Entomol.*, 24: 68–75.
- Logan JA, Wollkind DJ, Hoyt SC, Tanigoshi LK, 1976. An analytical model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environ. Entomol.*, 5: 1133–1140.
- Mizuno T, Kajimura H, 2002. Reproduction of the ambrosia beetle, *Xyleborus pfeili* (Ratzeburg) (Coleoptera: Scolytidae), on semi-artificial diet. *J. Appl. Ent.*, 126: 455–462.
- Nobuchi A, 1972. The biology of Japanese Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera). *Rev. Plant Prot. Res.*, 5: 61–75.
- Roeper RA, 1995. Patterns of mycetophagy in Michigan ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Michigan Academician*, 27(2): 153–161.
- Roeper RA, Treeful LM, O'Brien KM, Foote RA, Bunce MA, 1980. Life history of the ambrosia beetle *Xyleborus affinis* (Coleoptera: Scolytidae) from *in vitro* culture. *Great Lakes Entomol.*, 13: 141–144.
- Saunders JL, Knoke JK, 1967. Diets for rearing the ambrosia beetle, *Xyleborus ferrugineus* (Fabr.) *in vitro*. *Science*, 157: 460–463.
- Takagi K, Kaneko T, 1965. Biology of some scolytid ambrosia beetles attacking tea plants. III. Sporulation of *Xyleborus germanus* ambrosia fungus. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, 9: 298–300.
- Weber BC, McPherson JE, 1983. Life history of the ambrosia beetle *Xylosandrus germanus* (Coleoptera: Scolytidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 76: 455–462.
- Wu KJ, Gong PY, Ruan YM, 2009. Estimating developmental rates of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) pupae at constant and alternating temperatures by nonlinear models. *Acta Entomologica Sinica*, 52(6): 640–650. [吴坤君, 龚佩瑜, 阮永明, 2009. 用非线性模型估测恒温 and 变温下棉铃虫蛹的发育率. 昆虫学报, 52(6): 640–650]

- Yang QF, 2009. Studies on *Xylosandrus germanus* and Its Ambrosia Fungi. PhD Dissertation, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan. [杨群芳, 2009. 光滑足距小蠹及其虫道真菌的研究. 四川雅安: 四川农业大学博士学位论文]
- Yang QF, Ye HZ, Zhang M, 2008a. Composition and variety of the ambrosia fungi associated with ambrosia beetle, *Xylosandrus germanus* (Blandford) (Coleoptera: Scolytidae). *Acta Entomologica Sinica*, 51(6): 595 – 600. [杨群芳, 叶华智, 张敏, 2008a. 光滑足距小蠹虫道真菌的组成和变化. 昆虫学报, 51(6): 595 – 600]
- Yang QF, Zhi YR, Wu CL, Zhang GQ, Li Q, 2007. Biological characteristics and control measures of *Xylosandrus germanus* attacking grapevine. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 35(22): 6860 – 6861. [杨群芳, 植玉容, 巫超莲, 张光全, 李庆, 2007. 葡萄光滑足距小蠹生物学特性观察及防治. 安徽农业科学, 35(22): 6860 – 6861]
- Yang QF, Zhou ZJ, Li Q, Zhi YR, Wu CL, 2008b. Morphological characteristics of the new pest attacking grapevine, *Xylosandrus germanus* (Blandford). *Chinese Bulletin of Entomology*, 45(2): 219 – 223. [杨群芳, 周祖基, 李庆, 植玉容, 巫超莲, 2008b. 葡萄树新害虫—光滑足距小蠹的形态特征. 昆虫知识, 45(2): 219 – 223]
- Yin HF, 1991. Key to genera of Xyleborini beetles. *Plant Quarantine*, 5(4): 273 – 280. [殷蕙芬, 1991. 材小蠹族分属检索表. 植物检疫, 5(4): 273 – 280]
- Yin HF, Huang FS, Li ZL, 1984. Economic Insect Fauna of China. Fasc. 29. Coleoptera, Scolytidae. Science Press, Beijing. 168 – 169. [殷蕙芬, 黄复生, 李兆麟, 1984. 中国经济昆虫志. 第二十九册. 鞘翅目, 小蠹科. 北京: 科学出版社. 168 – 169]

(责任编辑: 袁德成)